N° 28. **Hans Steiner,** Zürich. — Nachweis der Diastataxie im Flügel von Emu und Kasuar, Ordnung Casuarii der Ratiten. (Mit 3 Abbildungen im Text.)

In verschiedenen früheren Veröffentlichungen ist auf die grosse taxonomische Bedeutung der Diastataxie des Vogelflügels hingewiesen worden (Steiner, 1917, 1955, 1956). Das scheinbare Fehlen einer fünften Cubitalschwinge, sogenannter Aquintocubitalismus, konnte als das ursprüngliche, allen Vögeln mit Einschluss der Kreide-Zahnvögel und sogar des Urvogels *Archaeopteryx* zukommende Verhalten nachgewiesen werden. Aus ihm hat sich durch einfache Ausschaltung der diastataxischen Lücke und der in ihr befindlichen Deckfedern einer scheinbar überzähligen fünften Transversalreihe in verschiedenen Vogelordnungen mehrmals und unabhängig voneinander die Eutaxie oder der Quintocubitalismus entwickelt. Diese Elimination stellt eine Verbesserung des Hubvermögens des Vogelflügels dar und erfolgte stets in Anpassung an eine terricole oder arboricole Lebensweise, bei welcher ein plötzliches Auffliegen, sei es vom Erdboden oder von Zweig zu Zweig für den Vogel zur Notwendigkeit wurde.

In diesem Zusammenhang beanspruchen die flugunfähig gewordenen Ratiten ein besonderes Interesse. Sehr vieles in der Organisation der straussartigen Vögel weist darauf hin, dass sie trotz der vielen im Laufe ihrer Anpassung an ein rein cursorisches Leben entwickelten Spezialisierungen in toto in ihren Merkmalen viel primitiver geblieben sind als die rezenten Carinaten. Offensichtlich haben sie sich zu einer sehr frühen Zeit verschiedentlich vom Stamm der protocarinaten Vogelvorfahren abgezweigt. Infolgedessen und bei ihrer terrestrischen Lebensweise konnten manche ursprüngliche Merkmale erhalten bleiben, welche bei den Flugvögeln verloren gingen. Dies gilt vor allem für den Flügel, dessen weitere Differenzierung dadurch, dass er ausser Funktion gesetzt wurde, aufhörte, wodurch er der zunehmenden Rudimentation

anheim fiel. Als Dokumente früher vorhanden gewesener Organe lassen Rudimente jedoch stets ursprüngliche Bildungen erkennen. In der Tat besitzt *Struthio* eine embryonale Flügelanlage, welche mit ihren teilweise freien, nach vorn gerichteten und bekrallten Fingern ganz an den *Archaeopteryx*-Flügel erinnert (vgl. Steiner, 1952, fig. 6). Somit stellt sich die Frage, wie es sich mit dem Merkmal der Diastataxie im Flügel der Ratiten verhält.

Über die Flügelpterylose der Ratiten liegen lediglich ältere Angaben vor, nach welchen *Struthio* und *Rhea* eutaxisch sein sollten (vgl. Gadow, 1888-1893). Zur Deutung der Eutaxie dieser beiden longihumeralen Ratitenformen kann angenommen werden, dass ihre Entwicklung zunächst über ein flugfähiges Stadium führte, bei welchem jedoch die zunehmende Körpergrösse grössere Anforderungen an die Hubfähigkeit des Flügels stellte, so dass die Eutaxie sich ausbildete. Nach dem Verlust der Flugfähigkeit blieb diese Flügelfederanordnung beim afrikanischen und amerikanischen Strauss erhalten. Es konnte inzwischen jedoch gezeigt werden, dass sowohl bei *Struthio* als auch bei *Rhea* die frühesten embryonalen Flügelfederanlagen tatsächlich in einer so primitiven Anordnung auftreten, wie sie für die erstmalige Ausbildung der Diastataxie überhaupt vorausgesetzt werden muss. Die ersten am ulnaren Flügelrande angelegten Federpapillen verlaufen in einer von hinten nach vorn schwach ansteigenden Längsreihe, in welcher sie an der Stelle der späteren diastataxischen Lücke von der Unterseite auf die Oberseite übertreten (vgl. Steiner, 1952, Fig. 6 und 1956, Abb. 4). Bei *Rhea* entwickelt sich der eutaxische Zustand direkt aus dieser ursprünglichen Anordnung, indem die im diastataxischen Bereich gelegenen Papillen sich zu einer vollwertigen Transversalreihe von Cubitalfedern ausbilden; bei *Struthio* lässt sich die diastataxische Unterbrechung dagegen auch noch im adulten Flügel nachweisen (Steiner, 1946).

Den longihumeralen und schnellfüssigen Steppenformen *Struthio* und *Rhea* stehen nun aber die weit plumper gebauten brevihumeralen Dickicht- und Waldformen der Casuariidae und Apteryges (mit Einschluss der Dinornithiden) gegenüber. Mit Bezug auf *Apteryx* konnte früher schon, 1917, nachgewiesen werden, dass im heute sehr stark reduzierten Flügel des Kiwi immer noch eine typisch diastataxische Anordnung der cubitalen Federn auftritt. Ungeklärt blieb aber bis heute das Verhalten des Emu und Kasuar.

An Hand je eines Exemplars von *Dromaeus* und *Casuarius*[1] konnten nun auch die Verhältnisse der Flügelpterylose dieser beiden Ratitenformen untersucht und festgestellt werden, dass ähnlich wie bei *Apteryx* sich in ihrem stark reduzierten Flügel die Diastataxie unverändert erhalten hat. Beim Emu ist der kleine schmale Flügel auf der Oberseite mit kurzen Federn besetzt, welche in ihrer Beschaffenheit und mit ihrem grossen Afterschaft ganz den

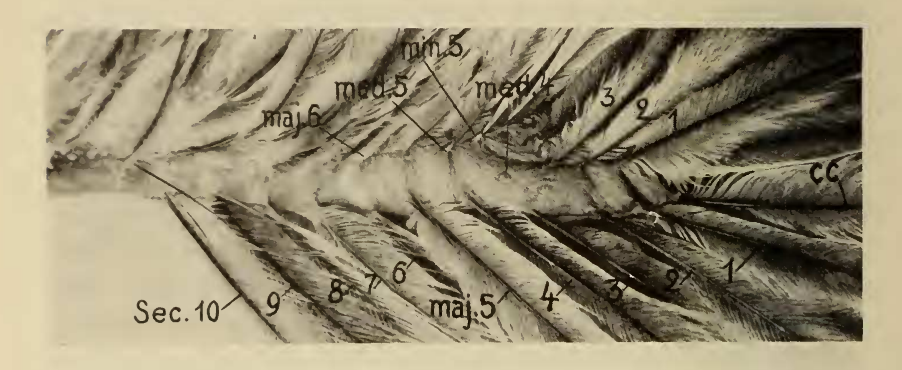


Abb. 1.

Oberseitenansicht des Unterarmes des Flügels von *Dromaeus*.
Sec. = Armschwungfedern, maj. = grosse, med. = mittlere, min. = kleine Deckfedern cc = carpal covert. Die Armschwungfedern und grossen Deckfedern, 1—5 inserieren in ihrer natürlichen Stellung; die vor ihnen befindlichen Deckfedern sind nach oben umgeklappt.

übrigen Körperfedern gleichen. Der Flügel endigt mit einer langen spitzen nach vorn zu gerichteten Kralle des zweiten Fingers. Die Flügelunterseite ist unbefiedert. Die relativ längsten und stärksten Federn sitzen in einer geraden Reihe am Hinterrand des Flügels, im Gegensatz zu den ungeordnet inserierten Federn des Flügelvorderrandes, womit sie sich als die reduzierten Schwungfedern zu erkennen geben. Es konnten 12 Handschwingen, davon sieben Metacarpales, und zehn Armschwingen gezählt werden. Die Deckfedern sind in schräg nach vorn verlaufenden Transversalreihen den Schwungfedern in genau der gleichen Art und Weise wie bei den

[1] Die Überlassung des Materials möchte ich hier dem Zoologischen Garten in Zürich aufs Beste verdanken.

flugfähigen Vögeln zugeordnet. Es ist auch möglich sie in Horizontalreihen einzuteilen und als grosse (majores), mittlere (mediae) und kleine (minores) Deckfedern zu unterscheiden. Werden nun vor der Reihe der grossen Deckfedern die vor ihnen liegenden Deckfedern nach vorn zu umklappt, dann ergibt sich ein Bild, wie es in Abb. 1 photographisch von der Oberseite des rechten Emuflügels festgehalten wurde. Einwandfrei lässt sich in ihm die diasta-

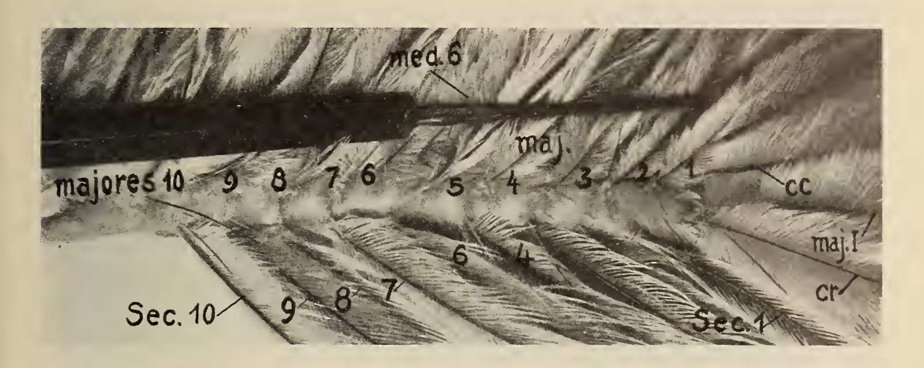


Abb. 2.

Desgleichen. Die Reihe der grossen Deckfedern 1—5 ebenfalls nach oben umgeklappt; maj. I = erste grosse Deckfeder der Hand, cr = carpal remex.

taxische Federanordnung nachweisen. Wenn man vom Ellbogen zum Handgelenk hin die Ansatzstelle der Cubitalschwingen 10 bis 6 verfolgt, ist ein Insertionsunterschied zwischen ihnen und den darauffolgenden grossen Deckfedern, maj. 5 bis 1, deutlich ersichtlich. Diese fünf grossen Deckfedern inserieren in typisch diastataxischer Weise höher als die vorhergehenden Armschwingen, Sec. 6—10, mit welchen sie doch anlagegemäss eine ursprünglich zusammengehörende Horizontalreihe bildeten. Diese Verhältnisse sind noch deutlicher zu erkennen, wenn auch die tectrices majores 1—5 nach oben umgeklappt werden, wie es die Abb. 2 zeigt, denn dann werden die darunter liegenden Armschwingen, Sec. 1—4, sichtbar. Zugleich erscheint zwischen Sec. 4 und Sec. 6 die diastataxische Lücke, innerhalb welcher oben maj. 5, die scheinbar fehlende Cubitalschwinge des aquintocubitalen Zustandes zu erkennen ist. Interessanterweise lassen sich in der Pterylose des

Emuflügels noch einige weitere Einzelheiten feststellen, die ganz mit jenen im flugfähigen Carinatenflügel übereinstimmen. So können unschwer die beiden im Handgelenk liegenden Federn, die carpale Schwinge (cr = carpal remex der englischen Autoren) und seine Deckfeder (cc = carpal cover) identifiziert werden, welche beide hier sehr viel grösser entwickelt sind als bei den Carinaten und damit an die Verhältnisse bei *Archaeopteryx* erinnern (STEINER, 1956). Dadurch, dass im vorliegenden Präparat in der Reihe der distalen mittleren Deckfedern die vierte (med. 4) ausgefallen ist, an ihrer Follikelgrube aber festgestellt werden kann, wird die Sicht auf die hinter dieser Feder gelegenen kleinen Deckfedern der fünften Transversalreihe frei, so dass min. 5 der ersten und zweiten Reihe dieser kleinen Deckfedern beobachtet werden kann. Gleicherweise wie bei den Carinaten sind die Schwungfedern und ihre grossen Deckfedern distal gedeckt, ein weiterer Hinweis auf die ehemalige Flugfähigkeit dieser Ratitenform.

Im noch viel stärker reduzierten Flügel des Kasuars ist die Diastataxie ebenso deutlich nachzuweisen. Bekanntlich sind in ihm als sog. Flügelsporen die stark verhornten, vollständig nackten Hauptschäfte von sechs ehemaligen Schwungfedern zurückgeblieben. Ihre Homologie wird sehr verschieden gedeutet (vgl. STRESEMANN). Entweder sollen sie drei Hand- und drei Armschwingen oder zwei Hand- und vier Armschwingen entsprechen. Im ersteren Fall sollte die erste Handschwinge am zweiten Finger, die folgenden zwei am Metacarpale und die drei Armschwingen an der Ulna festsitzen (PYCRAFT, 1901). Ihre genaue Identifizierung ist nun aber für den Nachweis der diastataxischen Lücke von grösster Bedeutung. Sie gelingt einwandfrei anhand von Röntgenaufnahmen (vgl. STEINER, 1949, Abb. 4, Taf. 1). Darnach stellt der distalste erste Sporn den Schaft der ersten Handschwinge dar [1] und heftet sich am Metacarpale an, die nachfolgenden fünf Sporne repräsentieren die Schäfte der fünf nachfolgenden Armschwingen. Ausserdem sind am Flügelende noch 6 sehr viel schwächer entwickelte rudimentäre Handschwingen und am Unterarm gegen den Ellbogen hin fünf ebensolche Armschwingen nachweisbar, so dass sich in der Anzahl der erhalten gebliebenen Schwungfedern bei *Casuarius* einigermassen eine Übereinstimmung mit *Dromaeus* ergibt. Die Flügel-

[1] Hand- und Armschwungfedern werden vom Handgelenk aus gezählt.

federn sind im Übrigen wiederum von gleicher Beschaffenheit wie die Körperfedern, mit grossem Afterschaft, jedoch lockerer gebaut als beim Emu. Gut entwickelt ist die Reihe der grossen Deckfedern und innerhalb derselben kann deutlich die Diastataxie festgestellt werden: nach der zur vierten Armschwinge gehörenden maj. 4 befindet sich nämlich eine überzählige maj. 5, die somit die

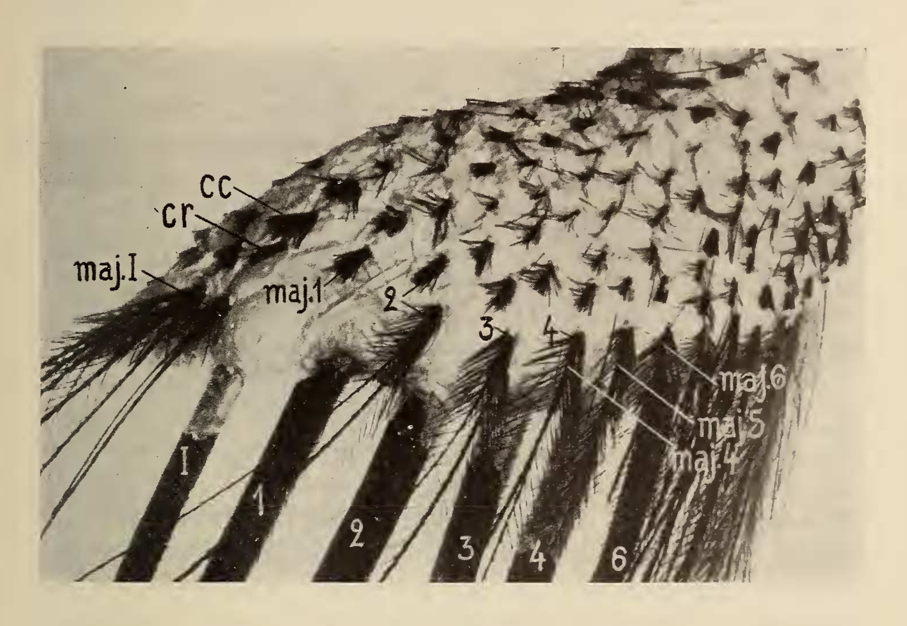


Abb. 3.

Oberansicht des Flügels von *Casuarius*. I = Schaft der ersten Handschwungfeder, 1—6 = Schäfte der Armschwungfedern. Die mittleren und kleinen Deckfedern sind bis auf ihre Schaftbasis abgeschnitten worden.

diastataxische Lücke kennzeichnet (siehe Abb. 3; im photographierten Präparat sind, um die Verhältnisse zu verdeutlichen, die mittleren und kleinen Deckfedern der Flügeloberseite bis auf einen kurzen Schaftstummel abgeschnitten worden). Die übrigen Deckfedern weisen eine mehr oder weniger gestörte Anordnung auf, doch kann noch mit einiger Sicherheit die zur fünften grossen Deckfeder gehörende Transversalreihe der zugeordneten Deckfedern identifiziert werden. Selbst die carpalen Federn, der carpal remex und seine Deckfeder, carpal cover, sind vorhanden. Die

Flügelunterseite ist bis auf eine Reihe von 5 grossen unteren Deckfedern wiederum nackt.

Mit Bezug auf die Flügelpterylose stehen sich somit die brevihumeralen und longihumeralen Ratiten in einem ähnlichen Verhältnis gegenüber, wie die diastataxischen und eutaxischen Formen bei den Carinaten. Offensichtlich konnten die ersteren, die Casuariiden und Apterygiden, die Diastataxie unverändert beibehalten, weil sie aus der aquintocubitalen Ursprungslage direkt zum flugunfähigen Zustand übergingen. Die Konvergenz zu fluglos gewordenen, aber diastataxisch gebliebenen Carinaten, wie z. B. den Rallen *Notornis* und *Ocydromus* und dem Papagei *Stringops* Neuseelands ist eindrücklich, ebenso aber auch jene zwischen *Struthio* und *Rhea* und den eutaxisch gewordenen schnellfüssigen Bodenformen unter den Carinaten, wie Tinami, Galli, Psophiae, Cariamae u.a.m. Wie schon erwähnt, müssen diese Ratiten die Eutaxie auf einer Zwischenstufe der Vervollkommnung ihres Flugvermögens entwickelt haben, bevor sie flugunfähig wurden.

Mit dem Nachweis der diastataxischen Flügelfederanordnung im Flügel der Ratiten, die zu den primitivsten heute lebenden Vögeln gehören, dürfte die Ursprünglichkeit dieses Merkmals endgültig bewiesen sein. Ohne Ausnahme, selbst schon beim Urvogel *Archaeopteryx*, tritt die diastataxische Lücke im Bereich der fünften Armschwungfeder auf, welche infolge des Überganges der Cubitalschwingen-Reihe von der Unterseite des Flügels auf die Oberseite an ihrem Bildungsorte sich nicht zu einer vollwertigen Schwungfeder entwickeln konnte und scheinbar fehlt. Die Fixierung der Papille der fünften Armschwinge bei diesem Vorgang und damit der Zahl „fünf“ innerhalb der serial angeordneten Schwungfederpapillen muss beim gemeinsamen Vorfahren aller Vögel erfolgt sein, weil heute allen diastataxischen Arten die fünfte und keine andere Schwungfeder fehlt. Eine mehrfache, zufallsmässige Entwicklung des Aquintocubitalismus kann logischerweise nicht angenommen werden. Somit stellt die Diastataxie des Vogelflügels eines der schönsten Beispiele dar für die Bedeutung der Konstanzregel von Zufallszahlen bei organischen Mehrfachbildungen als untrügliche Beweise der monophyletischen Entwicklung ganzer grosser Tierklassen (vgl. STEINER, 1954, Fussnote p. 15, und 1955).

LITERATUR

Gadow, H. 1888. *Remarks on the number and on the phylogenetic development of the remiges of birds.* Proc. Zool. Soc. London.

— 1891/93. *Vögel; Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.* Band 6, Leipzig.

Pycraft, W. P. 1901. *On the morphology and phylogeny of the Palaeognathae and Neognathae.* Trans. Zool. Soc. London, XV.

Steiner, H. 1917. *Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels.* Jen. Z. Naturw., 55.

— 1946. *Zur Pterylose des afrikanischen Strausses, Struthio camelus L.* Verh. Schweiz. Naturf. Ges.

— 1949. *Zur Frage der ehemaligen Flugfähigkeit der Ratiten.* Rev. suisse Zool., 56.

— 1952. *Mikro- und Makro-Evolution, der Standpunkt des Biologen.* Ber. Schweiz. Palaeont. Ges., Eclogae geol. Helveticae, 45.

— 1954. *Die Bedeutung des Homologiebegriffes für die Biologie.* Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, 99.

— 1955. *Die Bedeutung der Zufallszahlen in der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Tiere (Die Konstanzregel von Zufallszahlen bei organischen Mehrfachbildungen).* Natur u. Volk. Ber. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M., 85.

— 1956. *Die taxonomische und phylogenetische Bedeutung der Diastataxie des Vogelflügel.* Journ. f. Ornithol., 79.

Stresemann, E. 1927-34. *Aves*, Kükenthals Handbuch der Zoologie, VII, 2.

Nº 29. **Werner Stingelin,** Basel. — Differenzierung und Gestalt des Vorderhirns der Vögel. (Mit 2 Textabbildungen.)

(Aus der Zoologischen Anstalt, Basel.)

Im Gegensatz zur auffälligen Flächenvergrösserung durch Auffaltung des Neopalliums bei den Säugetieren, zeigen die Hemisphären der Vögel kein entsprechendes Merkmal nervöser Evolution.

Mit Ausnahme einer mehr oder weniger tiefen Furche der Dorsalfläche, der Vallecula, resp. des durch diese Furche abge-